

LA MORPHOLOGIE ET LE CYCLE DE DÉVELOPPEMENT
DE L'*ACROCHAETIUM SUBTILISSIMUM*
(RHODOPHYCÉES, ACROCHAETIALES)

M.H.M. ABDEL RAHMAN *

RÉSUMÉ. — Des germinations de carpospores et des fragments de thalle de gamétophyte d'*Acrochaetium subtilissimum* (Kützing) Hamel, prélevés dans la nature, cultivés en lumière naturelle et artificielle ont montré que le cycle de cette espèce est diplohaplophasique et trigénétique.

ABSTRACT. — Germlings from carpospores and fragments of the gametophyte thallus of *Acrochaetium subtilissimum* (Kützing) Hamel picked up from natural material and cultivated under natural and artificial light indicated that its life history is diplohaplophasic and trigentic.

INTRODUCTION

Acrochaetium subtilissimum (Kützing) Hamel est une espèce épiphyte à base endophyte vivant sur d'autres Floridées. Décrite par KÜTZING (1861) à partir de matériel envoyé de Brest par les frères CROUAN, cette espèce n'a été que rarement depuis rencontrée en France (voir HAMEL, 1928) mais en revanche, elle semble fréquente à Roscoff sur *Dudresnaya verticillata* (FELDMANN, 1954). Elle n'était, jusqu'à ce jour, connue que par des gamétophytes porteurs d'organes sexués, de carposporophytes et de monospores.

La mise en culture de cette espèce nous a permis de compléter son cycle de développement et de discuter sa morphologie.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Acrochaetium subtilissimum a été récolté en août 1976 à Roscoff sur des individus de *Dudresnaya verticillata* (With.) Le Jolis dragués en baie de Morlaix. Il a été mis en culture à partir de spores et de boutures de ce matériel. Parmi les individus obtenus, l'un d'eux, provenant d'une carpospore, a été choisi pour

* Laboratoire de Biologie végétale marine, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), 7, quai Saint-Bernard, 75005 Paris.

Cryptogamie: Algologie, 1980, 1, 2: 99-110.

constituer l'origine du clone n° 223 du Laboratoire de Biologie Végétale Marine, tandis qu'un autre, issu d'une bouture constituée par un fragment végétatif de gamétophyte, a donné le clone n° 224¹. Ces deux clones ont par la suite été entretenus et multipliés soit par bouturage soit par le moyen des monospores qu'ils produisent l'un et l'autre, dans les deux cas, on obtient des individus identiques pour un même clone et c'est à partir de tels individus que les cultures expérimentales ont été entreprises. Les échantillons de la nature, ainsi que les organismes en culture, ont été observés *in vivo* entre lame et lamelle. Les cultures ont été entretenues en eau de mer enrichie (milieu ES de PROVASOLI, 1968) dans des piluliers de verre de 10 ml à capot plastique. Le milieu de culture a été renouvelé deux fois par mois. Les récipients de culture ont été maintenus en enceintes à conditions contrôlées à des températures de 10°C, 14°C, 16°C, 18°C et 20°C, à différentes photopériodes : 8/16 ou jours courts (JC), 12/12 ou jours moyens (JM) et 16/8 ou jours longs (JL) et sous éclairage de 200 à 4000 lux fourni, soit par des tubes fluorescents (Mazda, du type «blanc soleil de luxe»), soit par des lampes à halogènes (Osram, du type HQ1). D'autres ont été placés dans une pièce à température constante (10°C) éclairée par la lumière naturelle (LN) provenant d'une fenêtre orientée au nord, et assurant une intensité lumineuse variant de 100 à 1800 lux (mesures effectuées au milieu des journées).

RÉSULTATS

I. — LE MATÉRIEL SAUVAGE

L'observation des échantillons récoltés permet de confirmer la description donnée par KÜTZING (1861), HAMEL (1928) et FELDMANN (1963). Dans la nature, cette algue forme de petites touffes roses épiphytes, hautes de 1 à 2 millimètres. HAMEL (1928) a déjà montré qu'elle est fixée par une grosse cellule bipolaire, ovale, de 10-12 x 14-16 μm , représentant la spore germée et émettant des filaments dressés et des filaments descendants pénétrant profondément dans les tissus de l'hôte. Les articles ont de 6 à 7 μm de diamètre; ceux des filaments endophytes sont environ 3 fois plus longs que larges et ceux des filaments dressés de 4 à 7 fois. Les rameaux sont nombreux, assez longs, alternes ou seconds, et leurs extrémités s'effilent en pseudopodes. Il ne semble pas exister de poils unicellulaires.

L'espèce est monoïque. Les organes reproducteurs sont disposés sur les articles inférieurs des rameaux, parfois sur le filament principal lui-même. Le carpogone étroitement lagéniforme s'effile en un trichogyne assez long; il est sessile ou porté par un ramule unicellulaire. Le gonimoblaste est formé d'un petit nombre de carposporocystes ovales ou oblongs groupés en corymbe. Les organes mâles se trouvent souvent au voisinage des carpogones. Ils sont constitués le plus souvent par deux ou trois spermatocystes portés par une cellule-mère.

Les monospores, sessiles à l'extrémité des articles basiliaires des rameaux

1. Ces clones ont été préparés par Monsieur le Professeur F. MAGNE.

ou réunis par deux sur un court ramule unicellulaire, sont ovoïdes et ont environ 8-10 x 12-14 μm .

II. — DÉVELOPPEMENT OBTENU A PARTIR DU CLONE N° 224

a) Développement des gamétophytes

Le clone n° 224, issu d'une bouture de gamétophyte, est lui-même constitué de matériel gamétophytique. Les individus qu'on obtient selon la méthode déjà indiquée (cf. Matériel et Méthodes) se présentent sous la forme de pulvinules denses, faiblement adhérents au support et de structure hétérotriche. Dans les conditions qui assurent le mieux leur développement (JL, 18°C, 1650 lux), ils sont très comparables aux échantillons observés dans la nature. Les rameaux sont dépourvus de poils; toutefois, il en a été observé occasionnellement sur des gamétophytes issus de tétraspores elles-mêmes obtenues en culture. Les cellules des filaments ont de 6 à 10 μm de diamètre sur 23 à 43 μm de long; elles renferment un plaste unique en plaque pariétale occupant le plus souvent presque toute la surface cellulaire et toujours pourvu d'un pyrénéoïde saillant (fig. 1 à 6).

Les monosporocystes observés en culture (JM, 14°C, 2200 lux et JL, 18°C, 1650 lux) se forment à l'extrémité d'un court ramule unicellulaire; ils sont ovoïdes, mesurant 7-10 x 12-18 μm . La monospore, lors de sa germination, bourgeonne une cellule allongée dans laquelle elle se vide de son contenu, et qui est la première d'un filament.

La formation d'organes sexués chez cette espèce monoïque n'a été observée qu'en conditions de JL (18°C, 1650 lux), JM (14°C, 1700 lux) et LN (10°C, en mai, c'est-à-dire sensiblement en condition JL). Les organes sexués observés en culture sont en tout point comparables à ceux de la nature. Ils sont portés par les filaments dressés du thalle hétérotriche et fixés en principe à l'extrémité des rameaux courts, parfois sur deux cellules voisines (fig. 1).

Le carpogone allongé (15 à 25 μm), surmonté d'un trichogone assez long (52 à 55 μm), est normalement porté par un rameau latéral formé d'une à plusieurs cellules.

Les spermatocystes sont groupés par 2 ou 3 sur une cellule-mère et libèrent chacun une spermatie incolore de 4 à 6 μm .

La fécondation a été observée et le développement du carposporophyte a été suivi; ces deux phénomènes sont conformes aux descriptions de FELDMANN (1963) : une spermatie se fixe vers l'extrémité du trichogone (fig. 2), s'entoure d'une membrane mince et y déverse son contenu. Le carpogone fécondé s'allonge d'abord en repoussant latéralement le trichogyne qui se flétrit et ne disparaît que longtemps après. Il se cloisonne transversalement en 3, 4 (parfois 6) cellules (fig. 3, 4 et 5) qui produisent latéralement des filaments gonimoblastiques ramifiés surtout à leur base (fig. 6); leurs cellules se distinguent parfaitement des cellules végétatives voisines, et en particulier de la cellule-support du carpogone, par leur contenu pourvu seulement d'un petit plaste peu coloré, à pyrénéoïde réduit et pas toujours visible. Les cellules terminales en s'accroissant, en se chargeant de matière de réserve et de plastes volumineux bien colorés, se transforment en carposporocystes ovoïdes mesurant 8-12 x 14-22 μm , sembla-

bles à ceux de la nature (fig. 6). Chaque carposporocyste libère par déchirure de sa membrane une carpospore sphérique qui, par sa taille (15-22 μm) et sa forme, est extrêmement comparable d'aspect aux monospores observées en culture.

Les carposporophytes mûrs sont d'une taille suffisante pour permettre leur dissection, et c'est à partir de rameaux soigneusement triés qu'ont été ensemencés des lames de verre. La carpospore, lors de sa germination, ne se vide pas de son contenu le plus souvent (fig. 7 et 19) : elle bourgeonne une cellule allongée qui est la première d'un filament (fig. 8). Les thalles complètement développés sont visibles à l'œil nu; ils se présentent en culture comme des pulvinales d'un diamètre de l'ordre du millimètre. Ce sont des tétrasporophytes car, en conditions de JC (10°C, 1550 lux) ils ont formé des tétrasporocystes (fig. 9, 10, 11 et 20).

b) Développement des tétrasporophytes

Ces tétrasporophytes issus de carpospores elles-mêmes obtenues en culture sont constitués de filaments monosiphonnés, les uns rampants et comprenant la spore d'origine encore reconnaissable au stade adulte (fig. 9), les autres dressés et ramifiés sans ordre. Les cellules sont 2 à 3 fois plus longues que larges (8-10 x 17-35 μm); par leur contenu, elles sont identiques à celles des gamétophytes (fig. 10 et 11).

Les tétrasporocystes à division cruciée (18-20 x 20-23 μm) isolés ou groupés par deux, trois ou parfois quatre, sont portés par des ramules latérales composées d'une à quatre cellules courtes ou bien ils sont sessiles sur les rameaux dressés principaux (fig. 10 et 11). Au cours de leur germination, les monospores (fig. 12) produites par les tétrasporophytes se vident de leur contenu (fig. 13 et 14) comme celles qui proviennent des gamétophytes.

Les tétraspores ainsi obtenues ont germé sans se vider de leur contenu et ont fourni des individus (fig. 15) qui, présentant des gamètes en conditions JL (fig. 16, 17 et 18), sont des gamétophytes.

Ainsi, partant de gamétophytes de la nature, il a été possible de conduire les cultures jusqu'à l'obtention de nouveaux gamétophytes parfaitement caractérisés.

III. — DÉVELOPPEMENT OBTENU A PARTIR DU CLONE N° 223

Des individus ont été préparés à partir de ce clone (cf. Matériel et Méthodes). Dans certaines conditions, ils ont formé des tétrasporocystes (fig. 21). Ce sont donc des tétrasporophytes et le clone dont ils font partie est du matériel tétrasporophytique. Ces individus se développent de façon identique aux tétrasporophytes obtenus à partir du clone n° 224 et qui sont issus de carpospores elles-mêmes produites en culture. Les tétrasporocystes qu'ils portent sont identiques à ceux de ces derniers; ils apparaissent dans les mêmes conditions (JC, 10°C, 1550 lux) et aussi en conditions LN (10°C) au mois de mars, c'est-à-dire sensiblement en jours courts. Les tétraspores obtenues ont, en germant, produit des gamétophytes qui ont porté des gamètes (fig. 22) et, après fécondation (fig. 23), des gonimoblastes (fig. 24) et des carpospores.

Ainsi, partant de carpospores de la nature, il a été possible de conduire les cultures jusqu'à de nouvelles carpospores.

DISCUSSION

I. MORPHOLOGIE

a) Ainsi qu'on a pu en juger à la lecture des lignes ci-dessus, le gamétophyte et le tétrasporophyte de cette espèce sont étroitement similaires par leur morphologie et leur structure. Tous deux sont hétérotriches et, dans les deux cas (fig. 25 et 28), les filaments rampants demeurent libres les uns des autres comme le sont les filaments rampants des thalles (gamétophytes) de la nature.

b) Des différences toutefois existent entre gamétophytes et tétrasporophytes au niveau de l'appareil végétatif. Les cellules des tétrasporophytes sont légèrement plus grandes que celles des gamétophytes, d'une part, et, d'autre part, leurs parois sont légèrement plus épaisses (comparer les fig. 1 à 10 et les fig. 21 à 23); ces faits ne sont pas exceptionnels. Ainsi, BOILLOT (1975) a noté une différence évidente de l'épaisseur des parois cellulaires chez les générations gamétophytique et (?) tétrasporophytique de la Bangiophycidée *Rhodochaete parvula* Thuret, tandis que d'après le travail de STEGENGA et BORSJE (1977, fig. 4) on peut observer chez *Acrochaetium polyblastum* (Ros.) Boerg., qu'une nette différence de taille cellulaire existe entre gamétophyte et tétrasporophyte, ce que d'ailleurs soulignent les auteurs (p. 461).

II. — GERMINATION DES SPORES

Chez *Acrochaetium subtilissimum*, la spore fondatrice, carpospore ou tétraspore selon le cas, germe de la même façon, ne se vidant pas lors de la première division et persistant jusqu'au stade de thalle adulte (fig. 9, 16 et 28). Ce comportement a été observé dans toutes les conditions de cultures et peut être considéré comme constant. On peut noter qu'il vient en confirmation de la grande similitude de constitution qui règne entre gamétophytes et tétrasporophytes.

Le comportement des monospores est au contraire très différent. Celles-ci, qu'elles proviennent d'un gamétophyte ou d'un tétrasporophyte germent toujours en se vidant de leur contenu dans la première cellule-fille qu'elles forment et leur paroi squelettique disparaît ensuite (fig. 14 et 16). Là encore, le phénomène est constant.

Ces conclusions ne sont pas en accord avec les résultats obtenus chez d'autres espèces du même genre. Déjà, CHEMIN (1937, p. 44) avait attiré l'attention sur le fait qu'il existe, dans l'ensemble des Acrochaetiales, une indétermination dans le mode de développement des spores. Un tel phénomène a été retrouvé chez *A. pectinatum* (WEST, 1968) et chez *A. asparagopsidis* (MAGNE, 1977) où, chez le premier, les monospores de tétrasporophyte, et chez le second les monospores de gamétophyte, peuvent ou non, selon les cas, se vider dans la première cellule issue de leur bourgeonnement.

En outre, ainsi qu'il apparaît au cours d'une comparaison des différents résultats obtenus récemment (cf. tableau), dans la presque totalité des cas, les

Espèce	C	MT	T	MG
<i>A. pectinatum</i>	?	+ ou -	-	-
<i>A. dasyae</i>	+	+	-	-
<i>A. densum</i>	-	-	-	-
<i>A. asparagopsidis</i>	-	?	?	+ ou -
<i>A. polyblastum</i>	-	?	-	-
<i>A. kyliuoides</i>	-	-	-	-
<i>A. subtilissimum</i>	-	+	-	+

Tableau. — Comportement des spores de différentes espèces d'*Acrochaetium* lors de la germination, selon qu'elles se vident (+) ou non (-) dans la cellule-fille issue de leur bourgeonnement (? : comportement encore inconnu). MT : monospore de tétrasporophyte. MG : monospore de gamétophyte. C : carpospore. T : tétraspore.

monospores de tétrasporophytes se développent de façon identique aux carpospores — ce qui n'est pas surprenant, puisque ces deux catégories de spores renferment les mêmes potentialités génétiques — et les monospores de gamétophytes se développent de façon identique aux tétraspores. Seule semble faire exception jusqu'à ce jour, la présente espèce chez qui, ainsi qu'il a été dit plus haut, les monospores quelle qu'en soit l'origine, se développent différemment des carpospores et tétraspores. On ignore tout de la signification de cette différence.

III. — CYCLE DE DÉVELOPPEMENT

a) Le cycle a été bouclé avec retour au point d'origine et à partir, d'une part, du gamétophyte à l'état végétatif et d'autre part, des carpospores de la nature

b) Ce cycle est trigénétiq ue, il est, de plus, isomorphe, les générations gamétophytique et tétrasporophytique étant également développées et morphologiquement semblables. Il est très vraisemblablement diplohaplophasique; la présence d'une fécondation, qui a été constatée, implique celle d'une méiose et celle-ci ne peut être située que dans les tétrasporocystes. Le cycle de cette espèce est donc conforme au cycle de type *Polysiphonia*. Ce résultat s'inscrit à la suite de ceux de WEST (1968), de BORSJE (1973), de STEGENGA et BORSJE (1976 et 1977), de STEGENGA et VAN WISSEN (1979) et de STEGENGA et VROMAN (1976), qui ont montré que le cycle de développement de différentes espèces d'*Acrochaetium* est trigénétiq ue, contrairement à une opinion auparavant répandue, confirmant ainsi une hypothèse introduite par MAGNE en 1972 (p. 256-257 et fig. 11).

c) Le tétrasporophyte obtenu en culture n'est pas connu dans la nature. Il est difficile d'admettre qu'il est absent; ce serait envisager l'existence de deux types de cycle différents chez une même espèce de Rhodophycées, éventuellement peu probable. Il faut donc supposer qu'il est passé inaperçu jusqu'à ce jour ou qu'il y est représenté par une forme de tétrasporophyte considérée jusqu'alors comme une espèce distincte. Des espèces signalées jusqu'à ce jour dans la flore de Roscoff (FELDMANN, 1954; FELDMANN et MAGNE, 1964), seul l'*Acrochaetium daviesii* (Dillw.) Nägeli, tétrasporophyte au thalle de base en filaments

ramifiés, aux cellules à parois épaisses et pourvues d'un seul plaste pariétal à pyrénocide saillant, à monospores de taille et de forme assez semblable à celles de *A. subtilissimum*, pourrait correspondre au tétrasporophyte recherché. Il est donc souhaitable que des cultures d'*A. daviesii* soient entreprises afin de tenter de vérifier cette hypothèse en obtenant des gamétophytes à partir de tétraspores de cette forme, travail en cours actuellement.

Je tiens à remercier Monsieur le Professeur MAGNE qui m'a guidé dans ce travail, et Monsieur C. BIDOUX qui a résolu pour moi certaines difficultés techniques.

BIBLIOGRAPHIE

- BOILLOT, A., 1975 - Cycle biologique de *Rhodochaete parvula* Thuret (Rhodophycées, Bangiophycidées). *Pubbl. Staz. Zool. Napoli* : 39 suppl., 67-83.
- BORSJE, W.J., 1973 - The life history of *Acrochaetium virgatum* (Harv.) J.Ag. in culture. *Br. Physiol. J.*, 8 : 205.
- CHEMIN, E., 1937 - Le développement des spores chez les Rhodophycées. *Rev. gén. Bot.*, 49 : 205-372.
- FELDMANN, J., 1954 - Inventaire de la flore marine de Roscoff. Travaux de la S.B.R., supp. 6 : 1 152.
- FELDMANN, J., 1963 - Précis de Botanique, Masson édit., p. 125.
- FELDMANN, J. et MAGNE, F., 1964 - Additions à l'inventaire de la flore marine de Roscoff. Travaux de la S.B.R., 1-28.
- HAMEL, G., 1928 - Floridées de France. *Rev. Algol.*, 3 : 99-158.
- KUETZING, F.T., 1861 - Tabulae phycologicae oder Abbildungen der Tange; XI Bd.
- MAGNE, F., 1972 - Le cycle de développement des Rhodophycées et son évolution. *Bull. Soc. Bot. France*, Mémoires : 247-268.
- MAGNE, F., 1977 - La reproduction sexuée chez l'*Acrochaetium asparagopsidis* (Chemin) Pagenfuss, Rhodophycées. *Rev. Algol.*, N.S., XII, 1-2 : 61-72.
- PROVASOLI, L., 1968 - Media and prospects for the cultivation of marine algae. In : WATANABE, A. & A. HATTORI, eds. : Cultures and collection of Algae. Proc. U.S. Japan Conf. Hakone Sept. 1966. *Jap. Soc. Plant physiol.* : 63-75.
- STEGENGA, H., BORSJE, S.W.J., 1976 - The morphology and life history of *Acrochaetium dasyae* Collins (Rhodophyta, Nemaliales). *Acta Bot. Neerl.*, 25 (1) : 15-29.
- STEGENGA, H., BORSJE, S.W.J., 1977 - The morphology and life history of *Acrochaetium polyblastum* (Rosenv.) Bérq. and *Acrochaetium hallandicum* (Kyllin) Hamel (Rhodophyta, Nemaliales). *Acta Bot. Neerl.*, 26 (6) : 451-470.
- STEGENGA, H., VROMAN, M., 1976 - The morphology and life history of *Acrochaetium densum* (Drew) Pagenfuss (Rhodophyta, Nemaliales). *Acta Bot. Neerl.*, 25 (4) : 257-280.
- STEGENGA, H., VAN WISSEN, M.J., 1979 - Remarks on the life histories of three *Acrochaetium* algae (Rhodophyta, Nemaliales). *Acta Bot. Neerl.*, 28 (2/3) : 97-115.
- WEST, J., 1968 - Morphology and reproduction of the red alga *Acrochaetium pectinatum* in culture. *J. Phycol.*, 4 : 89-99.

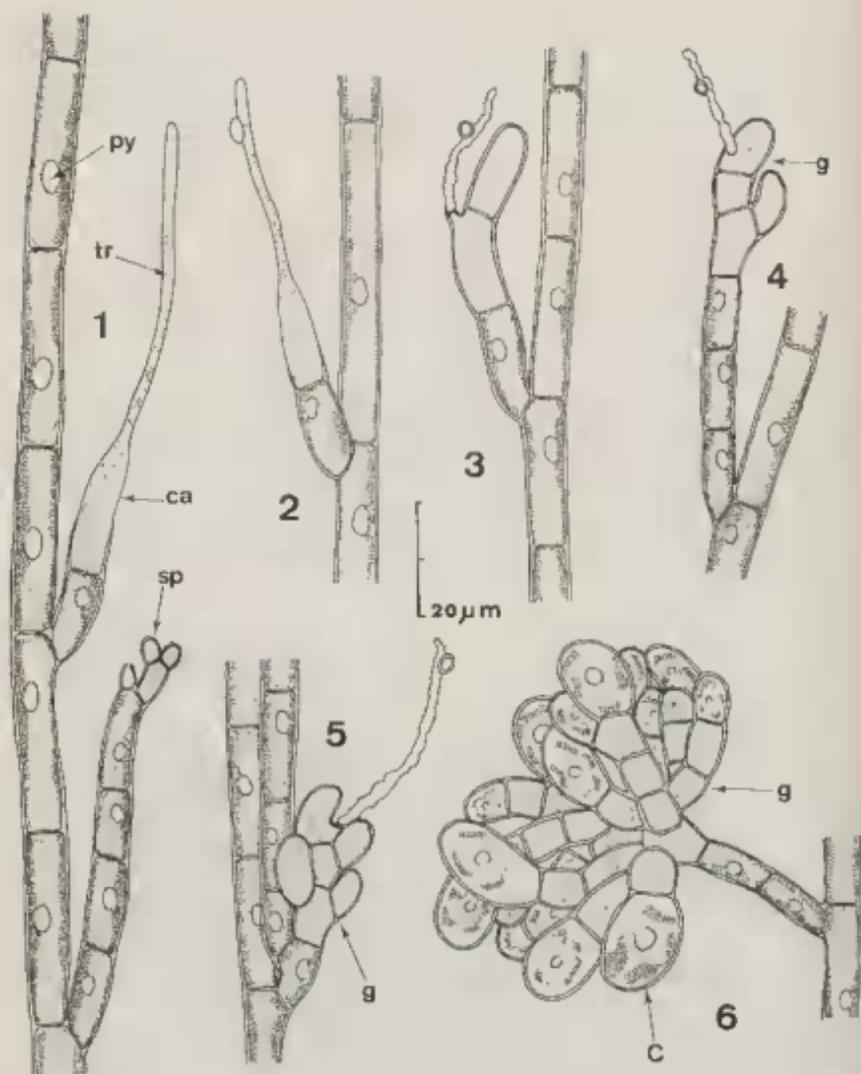


Fig. 1 à 6. — Portions de filaments dressés d'un gamétophyte fertile en culture (clone n° 224). — 1 : rameau principal portant, en bas, des spermatocystes à l'extrémité d'une ramule de quatre cellules et en haut un carpogone porté par une cellule courte. — 2 : carpogone; sur le trichogyne est fixée une spermatie. — 3 : un zygote allongé et cloisonné en deux cellules (le trichogyne a été repoussé latéralement). — 4 : jeune gonimoblaste quadricellulaire. — 5 : idem, stade plus avancé. — 6 : carposporophyte mûr.

(Sur ces figures, et sur toutes les suivantes, on lira : ca : carpogone; tr : trichogyne; sp : spermatocyste; g : gonimoblaste; py : pyrénolide; p : poil; m : monospore; MS : monosporocyste; C : carpospore; CS : carposporocyste; T : tétraspore; TS : tétrasporocyste.)

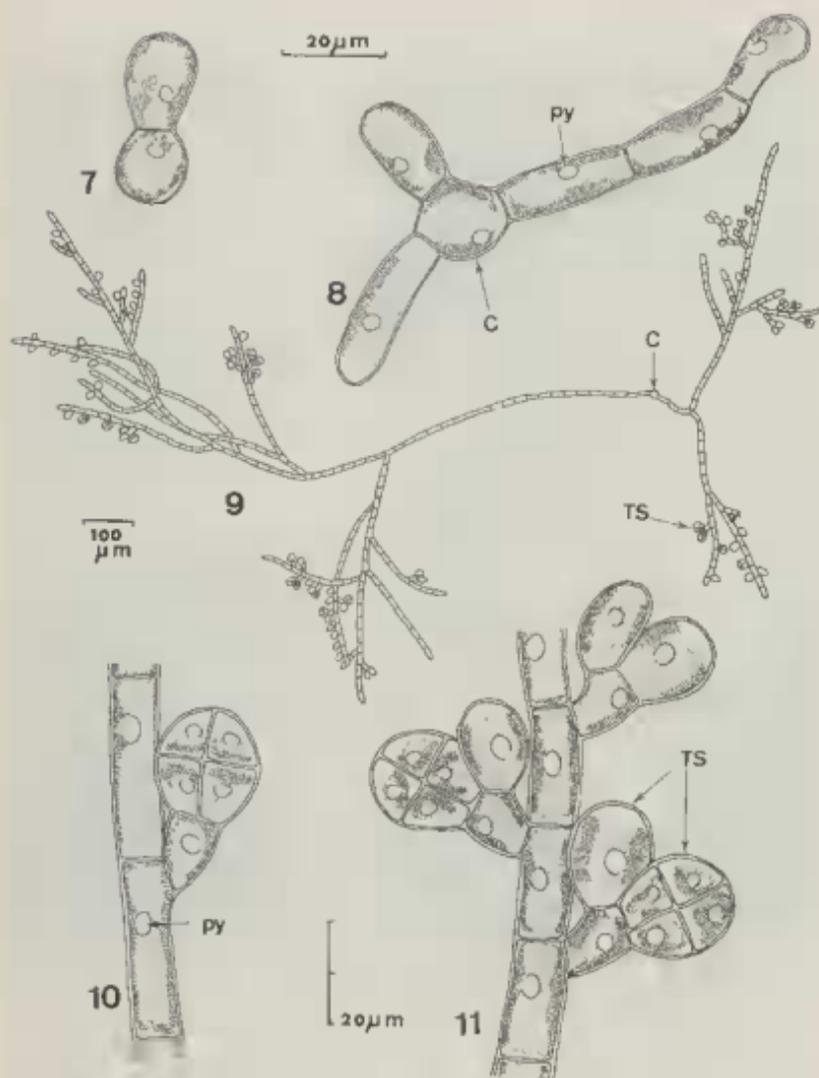


Fig. 7 et 8. — Germination des carpospores en culture (clone n° 224). — 7 : stade à deux cellules; la carpospore ne s'est pas vidée dans la première cellule-fille formée. — 8 : stade plus avancé; idem.

Fig. 9 à 11. — Tétrasporephyte en culture (clone n° 224). — 9 : tétrasporephyte mûr issu d'une carpospore en culture. — 10 : filament dressé portant un tétrasporecyste sur une cellule courte. — 11 : idem, avec trois ramules courts formés chacun d'une cellule, portant deux tétrasporecystes divisés ou non.

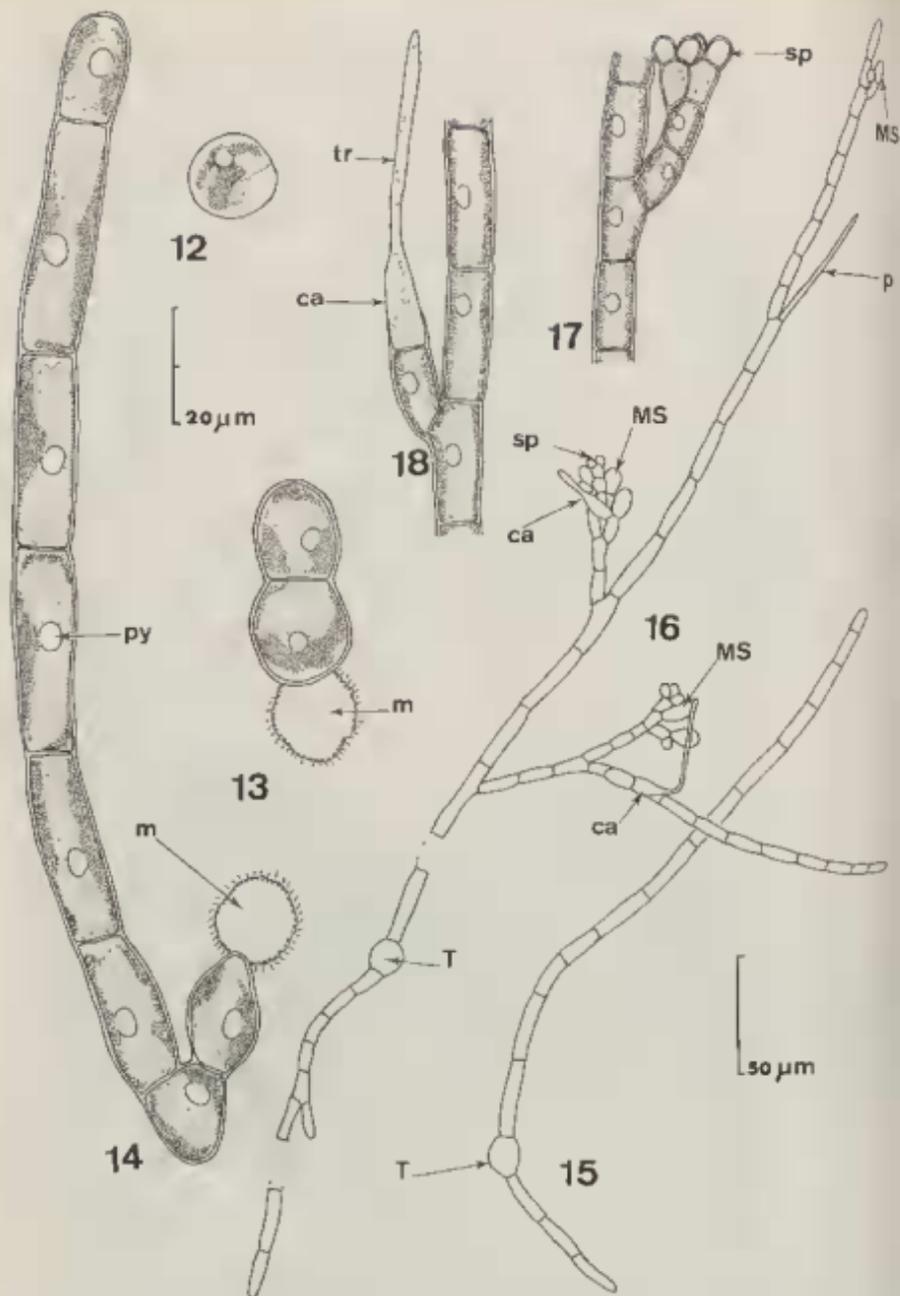


Fig. 12 à 14. — Développement en culture d'une monospore issue d'un tétrasporophyte (clone n° 224). — 12 : monospore libérée. — 13 : germination bicellulaire encore fixée sur l'enveloppe de la monospore qui s'est vidée de son contenu. — 14 : stade plus avancé. Fig. 15 à 18 — Gamétophyte obtenu en culture à partir d'une tétraspore née elle-même en culture (clone n° 224). — 15 : plantule. — 16 : gamétophyte fertile. — 17 : rameau principal portant des spermatocystes à l'extrémité d'un ramule de quatre cellules. — 18 : idem, avec un carpogone porté par une cellule courte.

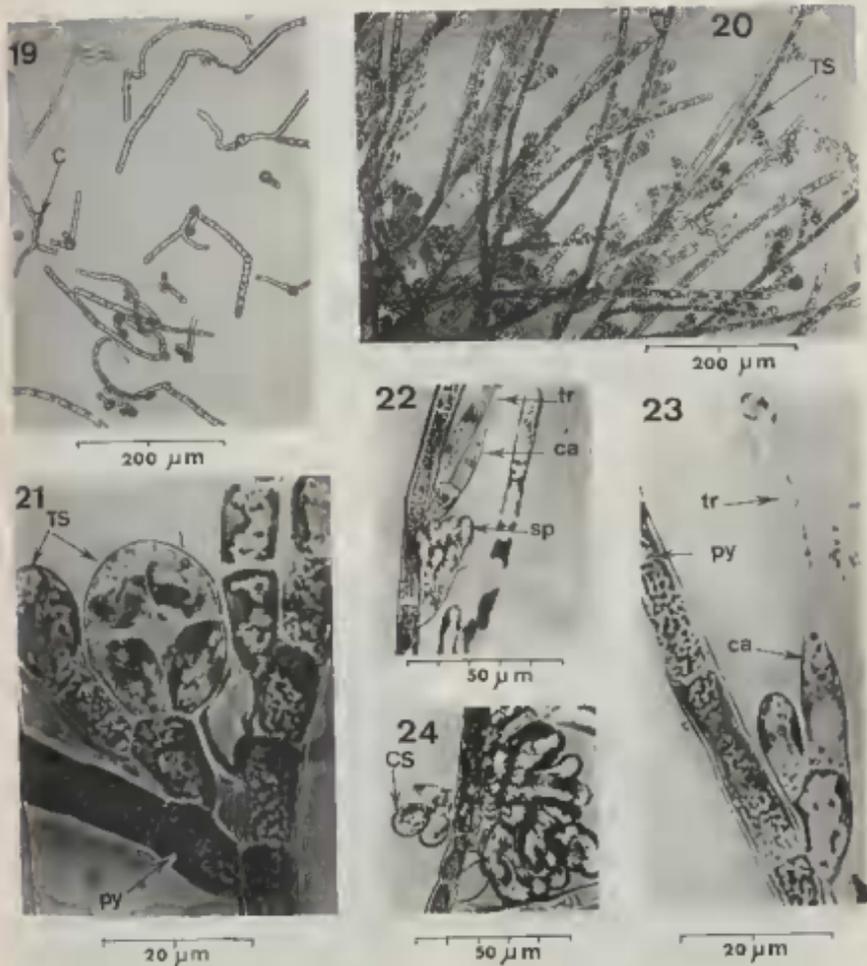


Fig. 19. — Développement de carpospores en cultures (clone n° 224).

Fig. 20. — Rameaux dressés d'un tétrasporophyte issu de carpospore en culture (clone n° 224).

Fig. 21 : Détail d'un ramule à tétrasporocystes (clone n° 223).

Fig. 22 à 24. — Gamétophyte et carposporophyte en culture (clone n° 223). — 22 : rameau dressé d'un gamétophyte portant côte à côte un ramule terminé par des spermatocystes et un ramule portant un carpogone encore immature. — 23 : carpogone avec, sur le trichogyne, une spermatie fécondante. — 24 : gonimoblaste.

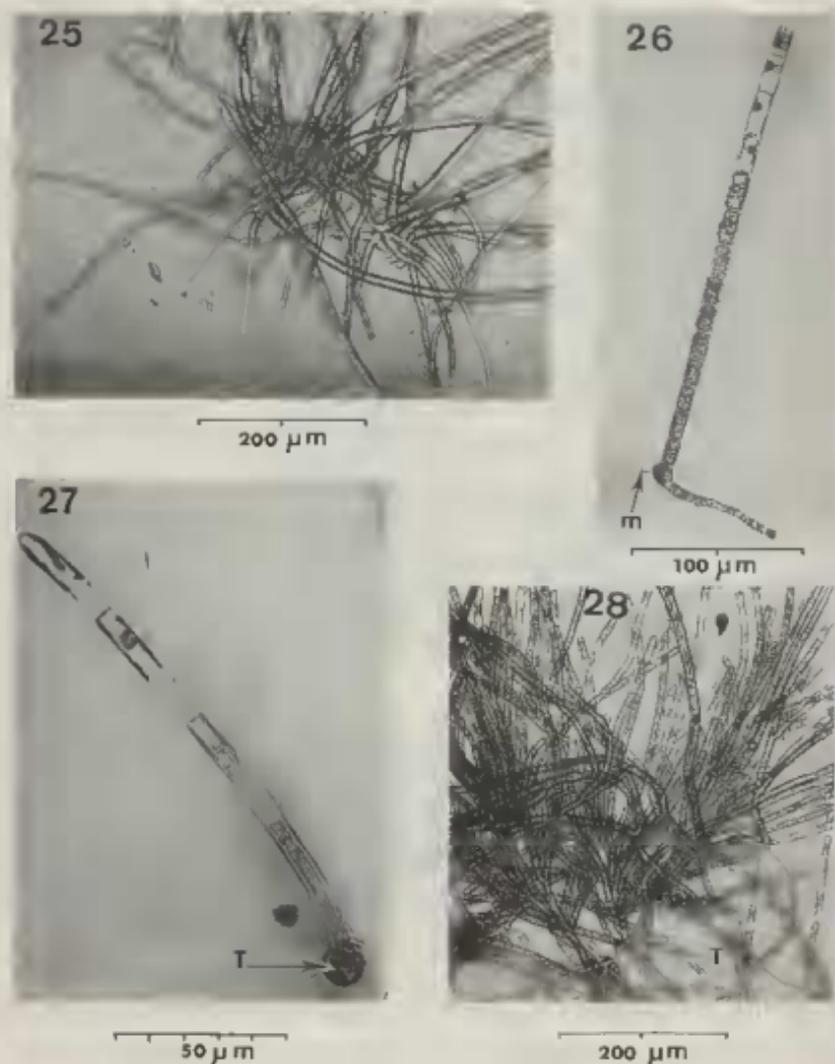


Fig. 25 à 28. — Clone n° 223. — 25 : base d'un tétrasporophyte en culture; filaments prostrés et rameaux dressés. — 26 : jeune tétrasporophyte né d'une monospore (produite par un tétrasporophyte) qui s'est vidée de son contenu. — 27 : jeune gamétophyte né d'une tétraspore qui ne s'est pas vidée. — 28 : base d'un gamétophyte né d'une tétraspore; celle-ci, qui a persisté, est bien visible sur un des filaments prostrés.